

Die Wirkung von natürlichen Störungen auf die Waldbiodiversität

Thomas Wohlgemuth, Matthias Bürgi, Marco Conedera, Andreas Rigling, Beat Wermelinger und Martin Gossner

Eidg. Forschungsanstalt WSL, Zürcherstrasse 111, CH-8903 Birmensdorf, thomas.wohlgemuth@wsl.ch

Unsere Wälder sind geprägt durch unterschiedlich häufig stattfindende Störungen. Zu einem grossen Teil bestehen diese Störungen aus menschlichen Nutzungen, die verschiedenen Zwecken dienen. Natürlich wachsende Wälder werden weniger häufig gestört und bestehen in einem grösseren Gebiet aus einem Mosaik von Flächen in verschiedenen Entwicklungsphasen mit unterschiedlichen Flächenanteilen. Wir weisen auf einige wichtige Biodiversitäts-beeinflussende Effekte von Störungstypen hin, insbesondere auf die grössere Lichteinwirkung in freigestellten Flächen und die Anhäufung von Totholz. Störungsergebnisse sollten als Chance gesehen werden, um sowohl die Biodiversität durch Nutzungsverzicht zu erhalten als auch – im Einklang mit den Waldfunktionen – die Bestockung schnell und effizient durch Anpassung der Verjüngung an den Klimawandel zu fördern.

Die Dynamik unserer Wälder besteht langfristig aus Wachstum, unterschiedlich häufig stattfindenden Störungen – zeitlich und räumlich diskrete Ereignisse, die zum Verlust von lebender Biomasse führen und die Verfügbarkeit von Ressourcen in Lebensgemeinschaften verändern (JENTSCH *et al.* 2019) – sowie Zerfall. Störungsprozesse umfassen sowohl abiotische (z.B. Stürme, Feuer, Lawinen, Trockenheit), biotische (z.B. Insektenbefall) und anthropogene Ereignisse (z.B. Holznutzung). Die Waldentwicklung wird dadurch abrupt verändert und in frühere Entwicklungsphasen (oder Sukzessionsstadien) zurückgesetzt. Durch Störungen entstehen im Wald neue Habitate wie Totholz, Ruderalfächen und besonnte offene Waldböden (WOHLGEMUTH *et al.* 2002a). Unmittelbar nach Störungen, in der Früh- oder Pionierphase der Waldentwicklung, besiedeln verschiedene Pflanzen- und Tierarten diese neuen Habitate (SCHERZINGER 1996).

Die Wälder in Mitteleuropa werden seit rund 7000 Jahren stark durch den Menschen beeinflusst bzw. regelmässig oder episodisch gestört (GOBET *et al.* 2010), wodurch aus Urwäldern Kulturlandschaft entstanden ist. Heute sind in diesem Gebiet nur noch sehr kleinflächige Urwaldreste vorhanden (SABATINI *et al.* 2018). Die heutigen Wälder werden mit Ausnahme von jungen offiziellen Reservatflächen und den ökonomisch uninteressanten, schwer er-

reichbaren Waldgebieten in steilen Alpentälern (PORTIER *et al.* 2020) vielfältig und regelmässig genutzt, weshalb Altholzbestände kaum vorkommen. Viele Naturschutzkonzepte berücksichtigen die Effekte von Störungen und leiten davon Massnahmen ab, um Arten oder Artengruppen, die durch die wachsende Baumschicht und folglich eine Verdunklung der Wälder limitiert werden, zu fördern – sie erhalten oder verstärken gewissermassen die natürliche Pionierphase (Stichwort «Lichter Wald»; Kanton Zürich 1995), die zu erhöhter Artenvielfalt führt (BOLLMANN 2011). Hier soll die unverstärkte natürliche Walddynamik als Instrument für den Naturschutz thematisiert werden. Darüber hinaus werden die Wirkungen von natürlichen Störungen auf die Dynamik der Artenvielfalt in unseren bewirtschafteten Wäldern aufgezeigt und diskutiert. Es wird die These entworfen, dass die natürlich anfallenden Störungen zu vielfältigen Waldstrukturen und damit verbunden zu zeitweise erhöhter Biodiversität führen. Es wird vorgeschlagen, diese Ereignisse stärker für die Entfaltung früher Entwicklungsphasen, die Anreicherung von Totholz und die Anpassung von Bestockungszielen zu nutzen.

1 Licht und Totholz als Treiber der Artenvielfalt

Wegweisende Arbeiten über die natürliche Walddynamik machten die Bedeutung störungsbedingter Prozesse bewusst, wie zum Beispiel die zahlreichen kleineren und grösseren, durch Windwurf und Borkenkäferbefall entstandenen Waldöffnungen. Sie wiesen nicht nur auf die Kontinuität ungestörter Habitate hin, sondern auch auf die Kontinuität der frühen Entwicklungsphasen in genügend grossem Betrachtungsraum (z.B. SCHERZINGER 1996; SCHIESS und SCHIESS-BÜHLER 1997; WOHLGEMUTH *et al.* 2002b). In Nordamerika entstanden in den 1970er-Jahren bereits Standardwerke über die dynamische Waldentwicklung und die zentrale Rolle von Störungen für die Walddynamik (WHITE 1979; WHITE und PICKETT 1985). Für die neuere Forschung über Störungen in Wäldern stellten die Waldbrände von 1988 im Yellowstone-Nationalpark ein zentrales Ereignis dar, das bis heute zu vielen Einsichten sowohl über die ökologische Rolle von Feuer als auch generell über die Bedeutung grossflächiger Störungen für die Heterogenität der Habitate und damit für die Artenvielfalt führte (ROMME *et al.* 2011). Für die Schweiz kann rückblickend der Sturm Vivian Ende Februar 1990 als das prägende Ereignis bezeichnet werden, das vor Augen führte, wie gross die Ausdehnung von Störungen und die damit verbundenen Waldöffnungen bzw. Auflichtungen sowie der Anfall von Totholz sein können: Wohl die meisten Forstbetriebe in den Nord- und Zentralalpen verzeichneten klein- bis grossflächige Windwürfe (SCHÜEPP *et al.* 1994; WOHLGEMUTH *et al.* 2008a). Das Konzept von Tun oder Lassen wurde diskutiert (SCHERZINGER 1997), an der Eidg. Forschungsanstalt WSL entstand eine Windwurfforschung (SCHÖNENBERGER *et al.* 2002), und letztlich

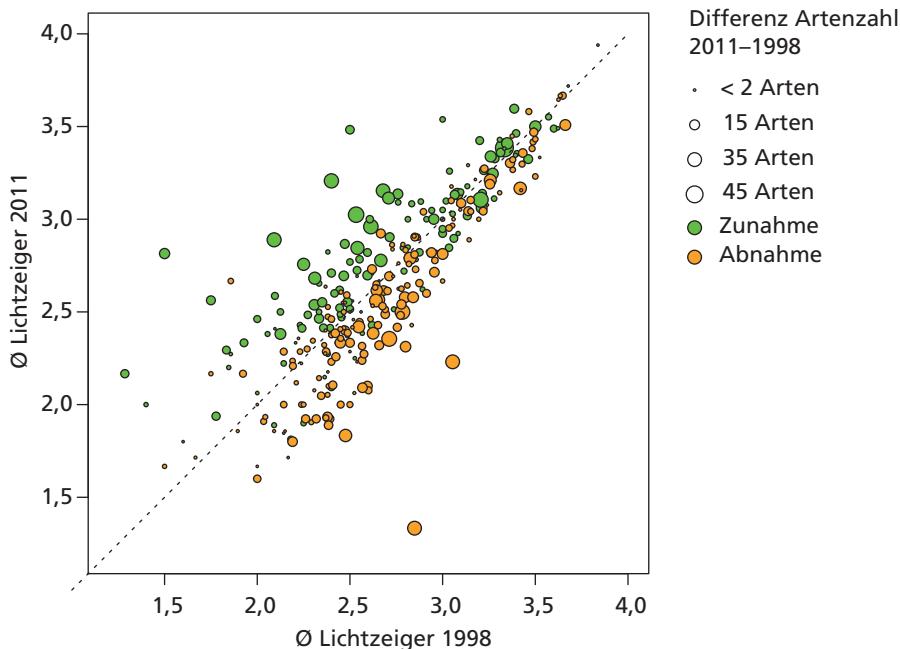


Abb. 1. Zu- und Abnahme der Anzahl Pflanzenarten auf 325 repräsentativ über die Schweiz verteilten LFI-Stichprobenflächen zwischen 1994/1998 und 2011 (Daten aus KÜCHLER *et al.* 2015). Die Änderung der Lichtverhältnisse sind als mittlere Zeigerwerte (LANDOLT *et al.* 2010) der wiederholten Vegetationsaufnahmen gegeneinander aufgetragen, die Veränderung der Artenzahlen als Kreise mit unterschiedlicher Grösse und Farbe dargestellt.

waren die Orkane Vivian und Lothar (1999) die Schlüsselereignisse für die Totholzforschung (SCHIEGG 1999; BÜTLER *et al.* 2006). In der selben Zeit belegte der Schlussbericht des zweiten Landesforstinventars 1999 erstmals, dass die Schweizer Wälder immer vorratsreicher und damit auch dunkler wurden (BRASSEL und BRÄNDLI 1999) – eine Entwicklung, die sich regional auch für das gesamte 20. Jahrhundert zeigen liess (z.B. BÜRG 1998). Die zunehmende Verdunklung der Wälder – eine Entwicklung, die mit den Aufforstungen Ende des 19. Jahrhunderts ihren Lauf nahm – führte nachweislich zu einem Verlust von Pflanzenarten in der Waldvegetation (WALTHER und GRUNDMANN 2001) und ebenso zu einer starken Abnahme von Insektenarten, was stellvertretend für Tagfalter in den Auenwäldern entlang der Thur belegt wurde (SCHIESS und SCHIESS-BÜHLER 1997). Die Überführung von früheren Waldnutzungen in die Hochwald- und Dauerwaldbewirtschaftung zeigte einen ähnlichen Effekt. Dass Licht im Wald zu einer grösseren Vielfalt von Pflanzenarten führt, wurde anhand von Gehölz- und Krautpflanzen gezeigt (BRÄNDLI *et al.* 2007; WOHLGEMUTH *et al.* 2008b). Kürzlich erschienene Arbeiten aus Deutschland bestä-

tigen, dass eine Verdunklung der Wälder zur Verringerung der Artenvielfalt führt (HILMERS *et al.* 2018; SCHALL *et al.* 2018). Ein Vergleich der systematischen Erhebung der Waldvegetation (KULL und RÖSLER 1999; KÜCHLER *et al.* 2015) deckt auf, dass sich die Anzahl Pflanzenarten in den Wäldern der Schweiz innerhalb von rund 15 Jahren besonders als Folge der Lichtverhältnisse (gemessen als mittlerer Zeigerwert für Lichtverhältnisse) veränderte. In Öffnungen nahm sie zu und als Folge von zunehmendem Kronenschluss nahm sie ab (Abb. 1).

Die Verdunkelung der Wälder im Laufe des 20. Jahrhunderts geschah in erster Linie als Folge forstlicher Entscheidungen und Handlungen. Im Mittelland wurden die früher verbreiteten Niederwaldbestände (Schlagen der Hauschicht alle 6 bis 25 Jahre) und Mittelwaldbestände (Eingriffe alle 12 bis 35 Jahre) in Hochwälder übergeführt (BÜRG 1998). Dies führte zu einer massiven Ausdehnung der Umtriebszeiten, weshalb die Holzvorräte anstiegen – eine Entwicklung, die zusätzlich mit der Festlegung der Hiebsätze gefördert wurde (BÜRG 1998). Durch das Verbot von Kahlschlägen in Hochwäldern sowie die Propagierung des naturnahen Waldbaus mit Einzelbaumnutzung und

Gruppenplenterung sowie dem Heranwachsen ungleichaltriger Bestände verschwanden zudem zunehmend grössere Öffnungen in den Wäldern (BÜRG 2015). In der künstlichen Verjüngung wurden neben Fichten (*Picea abies* [L.] H. Karst.) nun vermehrt Laubbaumarten wie die Buchen (*Fagus sylvatica* L.) gewählt, beides Baumarten, die zur generellen Verdunkelung der Bestände beitrugen (BÜRG und SCHULER 2003). Auf der Alpensüdseite wurde die Bewirtschaftung der Kastanienwälder während der letzten 70 Jahren kontinuierlich aufgegeben, was auch hier eine starke Verdunkelung der ehemaligen Selven und Niederwälder zur Folge hatte (CONEDERA *et al.* 2004).

Seit dem Weltgipfel von Rio (1992) zur Biodiversität wurden international und national die Anstrengungen für die Erhaltung von Ökosystemen und Arten vorangetrieben – wir leben seither im Zeitalter des Anthropozäns, in welchem geologische, atmosphärische und biologische Prozesse, darunter solche, welche die Biodiversität betreffen, in beträchtlichem Masse durch den Menschen beeinflusst werden (CRUTZEN 2002). Vorschläge, um die abnehmende Biodiversität im Offenland (hierzu wurde bereits in den 1970er-Jahren Alarm geschlagen) und Wald zu stoppen, wurden schon früh präsentiert, z.B. die Erzeugung von mehr Lichtdurchlass durch Störungen (SCHIESS und SCHIESS-BÜHLER 1997; WOHLGEMUTH *et al.* 2002b) und die Förderung von Totholz (BÜTLER *et al.* 2006). Neue Erkenntnisse über Habitatansprüche von Arten sowie das Aufdecken ihrer gegenseitigen Abhängigkeiten weckten nicht nur das Interesse an noch mehr Grundlagenwissen, sondern auch das Bedürfnis, die Biodiversität gezielt zu erhöhen. Dabei geht vergessen, dass in den Schweizer Wäldern sehr häufig Eingriffe stattfinden: In den letzten 10 Jahren in 41 % der Wälder und in den letzten 20 Jahren in 58 % (BRÄNDLI *et al.* 2020). Dies geschah durch Femelschlag (Lücken-, Saum- und Schirmschlag), Durchforschung mit Förderung von Zielarten und Zukunftsbäumen, Optimierung der Verjüngungsbedingungen oder als Antwort auf extreme Störungseignisse (Abb. 2). Es ist naheliegend, dass sich unsere genutzten Wälder oft stark von Natur- oder Urwäldern unterscheiden.

In unseren generell jungen Wäldern wird die Artenvielfalt oft in Kombination mit anderen Ökosystemleistungen gefördert wie z.B. die Baumartendiversität zwecks Risikoverteilung bei Störungen oder die Förderung seltener Arten. Solche multifunktionalen Waldbestände entsprechen aber selten der natürlichen Walddynamik, die von der artenreichen Pionierphase zu langlebigen, oft von wenigen Arten dominierenden Baumbeständen führt (ELLENBERG 1996). Die folgenden Kapitel beleuchten charakteristische Wirkungen auf die Waldstruktur und die Biodiversität nach Waldbrand, Windwurf, Insektenbefall und Trockenheit.

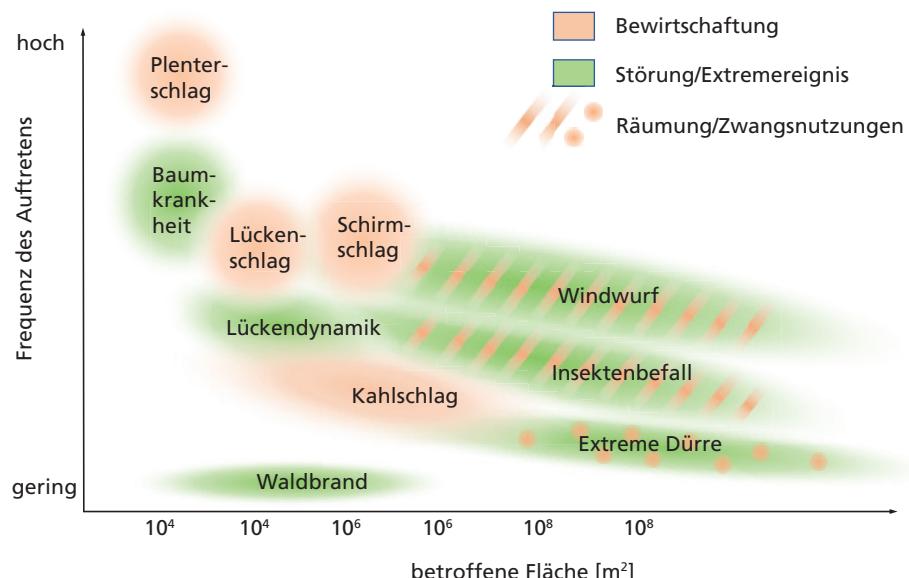


Abb. 2. Zusammenhang zwischen der Häufigkeit des Auftretens von Störungen und der mittleren Ausdehnung der davon betroffenen Waldflächen in Mitteleuropa, basierend auf SPIES und TURNER (1999), BENGTSSON *et al.* (2003) und LEVERKUS *et al.* (2018).

2 Phönix aus der Asche nach Waldbrand

Brände verändern je nach Schweregrad (engl. severity; KRAUS *et al.* 2019) entweder alle Teile eines Waldbestandes oder nur einzelne Elemente. Brände in den Süd- und Zentralalpen entwickeln sich oft zu grossflächigen Kronenfeuern, falls Nadelbäume, insbesondere Waldföhren, betroffen sind. Starke Feuer führen nicht nur zum sofortigen Absterben von Bäumen, sondern auch zum Verlust von Pflanzen- und Tierarten in der Strauch- und Krautschicht sowie zum Verbrennen von Teilen der Streu- und Humusaufklage. Durch Waldbrände entstehen grosse Mengen an Totholz, sofern keine Räumung wie zum Beispiel nach den Bränden in Leuk (2003) und Visp (2011) stattfindet. Im Laubwald sind Waldbrände normalerweise weniger intensiv (MARINGER *et al.* 2020) und von der Fläche her, insbesondere auf der Alpennordseite, kleiner (WOHLGEMUTH *et al.* 2015). Die Waldbrände in der kollinen bis montanen Stufe entstehen zum grossen Teil durch Unachtsamkeit oder durch Brandstiftung (PEZZATTI *et al.* 2016). Je nach Schweregrad eines Brandes und den herrschenden Standortsbedingungen kann sich auf Brandflächen, vorübergehend über mehrere Jahre, eine artenreiche Vegetation etablieren (Abb. 3; MOSER *et al.* 2010; WOHLGEMUTH *et al.* 2010), die früher oder später von Bäumen überwachsen wird und damit wieder an Vielfalt einbüsst. Solange die Brandfläche noch nicht verbuscht

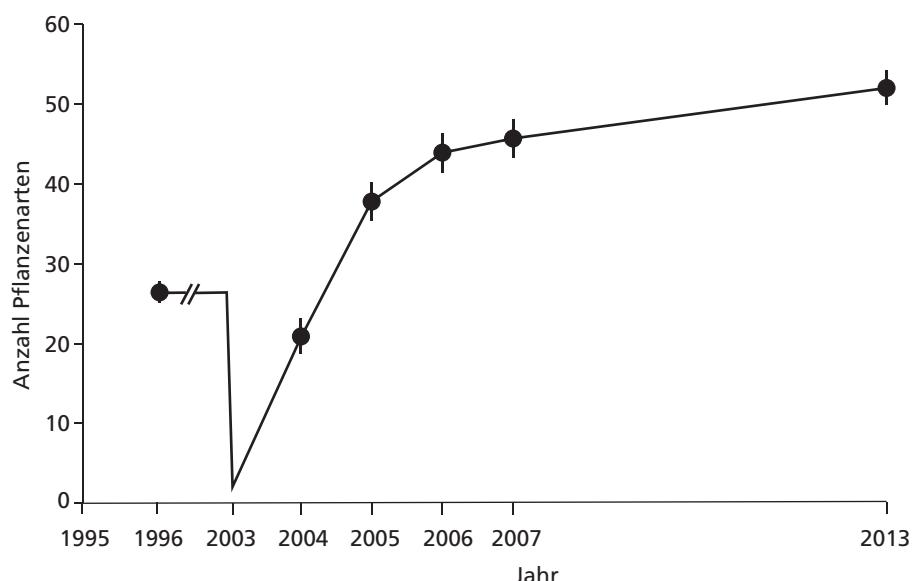


Abb. 3. Entwicklung der mittleren Artenzahlen und Standardfehler von Gefäßpflanzen auf der Waldbrandfläche von Leuk (2003), mit Angaben vor dem Waldbrand aus GÖDICKEIMEIER (1998), nach dem Waldbrand aus WOHLGEMUTH *et al.* (2010) sowie unpublizierte Daten für das Jahr 2013.

ist, steigt auch die Artenzahl von Insekten stark an, sowohl im Kern einer Brandfläche als auch am Rand zum intakten Wald (MORETTI *et al.* 2010). Unter den Neuankömmlingen sind auch pyrophile Arten, die an Bedingungen auf Brandstellen angepasst sind (MORETTI *et al.* 2018). Während sich die Anzahl von Vogelarten in grossflächigen Brandflächen vorübergehend gegenüber dem intakten Wald stark reduziert, nehmen Rote Liste-Arten dage-

gen stark zu (REY *et al.* 2019). Brände mit geringer Intensität können die Biodiversität unterschiedlich beeinflussen, am ehesten aber über eine Akkumulation von Totholz (MARINGER *et al.* 2020). Je nach Region und Samendruck sind auch Ausbreitungen von Neophyten in grossen Brandflächen möglich (MARINGER *et al.* 2012). Bei häufigen und wiederholten Waldbränden überleben insbesondere die feuerangepassten Arten, was dann zu einer Verar-

mung der Artenvielfalt führt, wie dies am Beispiel der Kastanienwälder auf der Alpensüdseite belegt ist (DELARZE *et al.* 1992; CONEDERA *et al.* 2009).

3 Licht und Totholz nach Windwurf und Insektenbefall

Ausgeprägt bei Windwurf ist die Dominanzminderung (WOHLGEMUTH *et al.* 2002b) der Baumschicht. Auf diese Weise wird der Standort, wie auch bei Waldbrand, stärker bestrahlt und erfährt höhere Temperaturen (VON ARX *et al.* 2013). In Windwurfflächen, in denen keine Räumung stattfindet, verändert sich die Zusammensetzung der ursprünglichen Bodenbedeckung rasch auf Wurzelstellern und in den aufgeschlagenen Wurzelmulden. Langsamer schreiten die Veränderungen auf dem restlichen, grösseren Teil der Fläche voran, wo im Unterschied zum intakten Wald mehr Licht eindringt, aber keine Bodenverletzung stattgefunden hat. Hier verringern sich die Dominanzen der vorhandenen schattenertragenden Waldarten zugunsten von lichtbedürftigen Arten (WOHLGEMUTH *et al.* 2002a). So nehmen dann insbesondere Gräser, Brombeeren, Himbeeren, Hochstauden oder Adlerfarn allmählich überhand (WOHLGEMUTH und KRAMER 2015). Meist werden windgeworfene

Waldflächen innert weniger Jahre geräumt, wodurch sowohl der Boden als auch die Vegetation stark gestört werden. Diese zusätzliche und starke Störung beschleunigt die Entwicklung von charakteristischen Schlagfluren, die der Pionierphase des Lebenszyklus eines Waldes entsprechen. Während dieser Phase können auch viele Baumarten keimen und sich in den folgenden Jahren erfolgreich etablieren. Die Verjüngung auf geräumten Windwurfflächen ist ebenso zahlreich wie auf ungeräumten Windwurfflächen (KRAMER *et al.* 2014). Nach Windwurf bleibt in ungeräumten Flächen sehr viel Totholz liegen. In einer landesweiten Stichprobe auf 90 Windwurfflächen wurden im Mittel 270 m³/ha Totholz in ungeräumten sowie rund 75 m³/ha Totholz auf geräumten Flächen gefunden, wobei die Totholzmengen in höheren Lagen grösser waren als in Tieflagen (Abb. 4). Die durchschnittliche Menge auf geräumten Flächen ist damit doppelt so hoch wie der mittlere Totholzanteil in Schweizer Wäldern gemäss dem vierten schweizerischen Landesforstinventar (BRÄNDLI *et al.* 2020). Auf zwei- bis fünfjährigen Windwurfflächen wurden zweimal mehr Arthropodenarten als im intakten Wald gefunden (WERMELINGER *et al.* 2017), was durch das erhöhte Pflanzen- und Blütenangebot (WOHLGEMUTH 2008) und mehr Totholz erklärt werden kann. Aus Sicht des Natur- und Prozessschutzes werden Räu-

mungsschläge (engl. sanitation logging, salvage logging) in windgestörten Beständen als negativ angesehen, da stehendes und liegendes Totholz als Substrat für Totholz-abhängige Arten verloren geht (THORN *et al.* 2018; THORN *et al.* 2020).

Jedem grösseren Windwurfereignis in fichtendominierten Beständen folgt regelmässig ein Borkenkäferbefall, der zu einer weiteren grossen Menge von Totholz und zur Erweiterung bestehender und Schaffung neuer Waldöffnungen führt (MÜLLER *et al.* 2008; STADELMANN *et al.* 2013). Sich ungestört ausbreitende Befallsherde von Insekten können generell die Insektenvielfalt stark erhöhen. Der Buchdrucker (*Ips typographus*) wird als Schlüsselart aufgefasst, die als sogenannter Ökosystem-Ingenieur durch die Erzeugung von Waldöffnungen und Totholz vielfältige Habitate und Waldstrukturen schafft und somit die Vielfalt verschiedenster Organismengruppen fördert (MÜLLER *et al.* 2008; BEUDERT *et al.* 2015; WERMELINGER 2017).

In Kombination mit trocken-heisser Sommerwitterung wird die Intensität des Borkenkäferbefalls weiter zunehmen (JAKOBY *et al.* 2019) und wohl häufiger zu grossen Ausfällen der Fichten (STROHEKER *et al.* 2020), zu mehr Totholz und zu vielen Waldöffnungen führen. Offen bleibt, ob eine Totholzanhäufung das Risiko von allfälligen Waldbränden vorübergehend erhöht. Dagegen zeigte sich, dass windgeworfenes Holz an Hängen im Gebirgswald die Schutzfunktion für erstaunlich lange Zeit übernehmen kann (WOHLGEMUTH *et al.* 2017).

4 Totholz und direkter Einwuchs nach Trockenheit

Ähnlich wie die klassischen, kurzzeitlichen Störungen kann Trockenheit ebenfalls zu grossflächiger Mortalität führen, aber über Zeiträume von Wochen oder Jahren hinweg (VITASSE *et al.* 2019). Das Absterben kann mehrere Arten in einem Bestand betreffen, wirkt sich aber oft am stärksten auf dominante Baumarten aus. In den letzten Jahrzehnten führte Trockenheit bei Baumarten auf austrocknenden Böden zu überdurchschnittli-

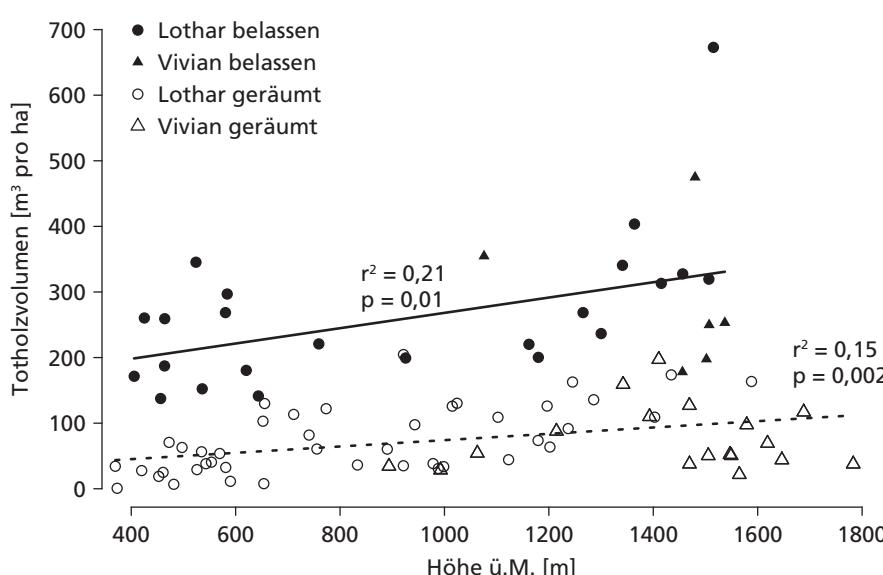


Abb. 4. Totholzanteil in Windwurfflächen, 10 Jahre nach Vivian und 20 Jahre nach Lothar. Quelle: PRIEWASSER *et al.* (2013). Die Regressionslinien beziehen sich auf alle belassenen (durchgezogen) und alle geräumten (gestrichelt) Flächen.

cher Mortalität, so bei der Edelkastanie auf der Alpensüdseite (BARTHOLD *et al.* 2004), der Waldföhre (*Pinus sylvestris*) in den Zentralalpen (RIGLING *et al.* 2013; RIGLING *et al.* 2018) und bei der Buche insbesondere in der Nordschweiz (SCHULDT *et al.* 2020; WOHLGEMUTH *et al.* 2020). Unabhängig davon, ob ein einmaliges deutliches Absterben (wie jenes vieler Buchen im Hitzesommer 2018) oder ein schleichenches Absterben über mehrere Jahre vorliegt, die wesentliche Veränderung für die Biodiversität ist die Akkumulation von Totholz, das je nach Störungstyp unterschiedliche Qualitäten aufweist. Im Gegensatz zu den Prozessen nach Waldbrand und Windwurf bleibt den robusten, in der Regel jungen Bäumen im Unterwuchs oft genügend Zeit, um bei kontinuierlich zunehmendem Lichtdurchlass infolge absterbender Oberschicht in diese vorzustossen. Die vorübergehende Lichtgunst kann aber die Etablierung von unerwünschten Baumarten wie z.B. dem Götterbaum (*Ailanthus altissima*) im Tessin fördern (MARINGER *et al.* 2016). Direkter Einwuchs ist die klassische Folge, die nach solchen Ereignissen festgestellt wird (im Moment im Rahmen der weitergeführten Erhebung von Buchen mit frühem Laubfall 2018; WOHLGEMUTH *et al.* 2020). Doch kann in den Tieflagen des Wallis auch ein Baumartenwechsel von Waldföhre zu Flaumeiche eintreten (RIGLING *et al.* 2013; RIGLING *et al.* 2018) oder im Mittelland eine Ablösung der kultivierten Fichte durch die Buche (BRÄNDLI *et al.* 2020).

5 Wenig Variation über lange Zeit

Sowohl die Reservatforschung als auch die Erhebung im Rahmen von langfristigen, intensiven Beobachtungen von nicht mehr bewirtschafteten Waldbeständen (DOBBERTIN *et al.* 2012; www.lwf.ch) zeigen, dass aus Nutzung entlassene Wälder lokal über längere Zeiträume sehr artenarm sein können, falls Störungen ausbleiben. Gemäss einer sehr häufig verwendeten Grafik von Scherzinger (1996) ist die Fauna während rund 20 % des natürlichen Waldzyklus, der von der Pionierphase bis zum Zusammenbruch dauert, recht

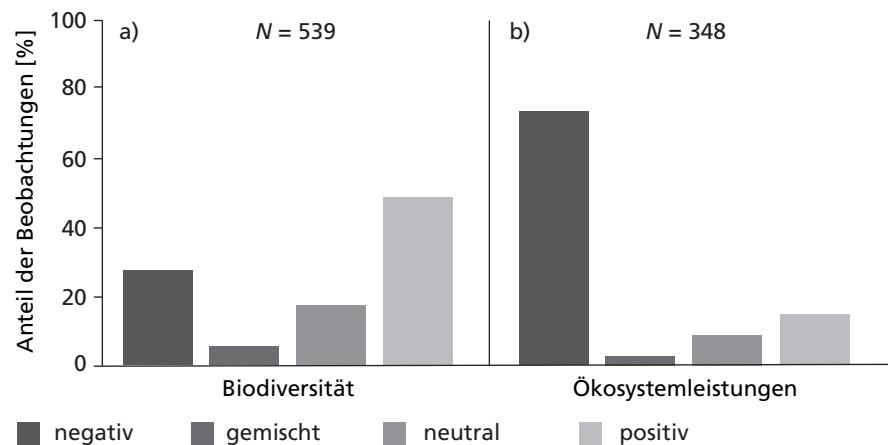


Abb. 5. Effekte von Störungen auf die a) Biodiversität und b) Ökosystemleistungen in borealen und temperierten Wäldern, basierend auf einer Literaturstudie von 478 begutachteten Publikationen (übersetzt, aus THOM und SEIDL 2016).

artenarm. Für Pflanzenarten beträgt diese artenarme Phase schattenbedingt gar rund 70 %, was in der Regel mehr als 100 Jahren entspricht. Ein typisches Beispiel dafür sind stabile und strukturell eindrückliche Buchenhallenwälder, die über Jahrzehnte eine äusserst geringe und kaum veränderte Pflanzenartenvielfalt aufweisen (THIMONIER *et al.* 2011) und beim Fehlen von Totholz im Vergleich mit anderen Standortstypen nur wenige Insektenhabitante enthalten (WALENTOWSKI *et al.* 2010). Langanhaltende Optimalphasen treten in Urwäldern im Mosaik mit anderen Phasen auf, können aber auch über grosse Flächen wie z.B. im Buchenurwald Uholka-Schyrokyj Luh in der Ukraine überwiegen (HOBI *et al.* 2015). Der slowenische Rajhenav-Buchen-Tannen-Urwald unterscheidet sich von einem seit 100 Jahren genutzten Buchen-Tannen-Wald in derselben Region durch einen doppelt so hohen Vorrat (780 m³/ha), der sich aus den viermal häufigeren Bäumen mit BHD > 50 cm ableitet, und durch einen hohen Totholzanteil von rund 140 m³/ha (BONCINA 2000). Im Rajhenav-Urwald sind Waldöffnungen selten, frühe Pionierstadien fehlen, und die Pflanzenartenvielfalt ist deutlich geringer als im genutzten Vergleichsbestand. Es sind denn auch die Mengen an alten Bäumen und Totholz, die als grösste Unterschiede zwischen Ur-/Naturwäldern und Wirtschaftswäldern im Buch über die wissenschaftlich untersuchten Waldreservate in der Schweiz hervorgehoben werden (BÜTLER SAUVAIN *et al.* 2011).

6 Störungen in Wert setzen

In der natürlichen Walddynamik bilden Störungen das wichtigste Ereignis sowohl für die Walderneuerung als auch für die Biodiversität (GRUBB 1977). Aus Störungen leiten sich nicht nur die wichtigsten dynamischen Waldmodelle ab (BUGMANN 2001), sie stehen auch zentral für eines der wichtigsten Konzepte in der Biodiversitätsforschung, der Intermediate Disturbance Hypothese (IDH; CONNELL 1978), welche eine hohe Artenvielfalt unter mittleren Störungen (Grösse und Frequenz) voraussagt. Alle unsere Wälder sind Störungen ausgesetzt (WOHLGEMUTH *et al.* 2019); diese können zeitlich und räumlich stark variieren (PFISTER *et al.* 1988; PFISTER 2009) und mit dem Klimawandel noch zunehmen (SEIDL *et al.* 2017). In einer Literaturstudie von beinahe 500 Publikationen weisen THOM und SEIDL (2016) nach, dass Störungen mehrheitlich zu neutralen bis positiven Auswirkungen auf die Waldbiodiversität führen (Abb. 5). Die grosse Palette von Störungen könnte unseres Erachtens verstärkt in den Dienst der Erhaltung der Diversität gestellt werden, indem auf einem Teil der gestörten Flächen – soweit die wichtigsten Waldleistungen gewährleistet sind – eine aktive Aufforstung oder Jungwaldpflege unterlassen wird. So zeigte sich zum Beispiel, dass das Zulassen von Borkenkäferbefall die Biodiversität erhöhte, die Trinkwasserqualität darunter aber nicht gelitten hat (BEUDERT *et al.* 2015). Insbesondere die frühen Pionierphasen entwickeln eine

grosse Vielfalt an Pflanzen- und Tierarten, weshalb eine vorübergehende Unterschutzstellung (Verzicht auf Räumung, Pflege und künstliche Verjüngung) prüfenswert ist (BOLLMANN und BRAUNISCH 2013). Die damit nicht unterbundene Sukzession auf gewachsem Boden (= Sekundärsukzession) kann, falls grosse Flächen davon betroffen sind, einen faszinierenden Beitrag zur Erhaltung der Biodiversität unserer Wälder leisten (MÜLLER *et al.* 2008; WOHLGEMUTH *et al.* 2010; ROMME *et al.* 2011). Ein weiteres Beispiel hierfür ist das 200 ha grosse Waldreservat Rorwald (Kt. Obwalden), in dem infolge des Wintersturms Lothar (1999) und des nachträglichen Borkenkäferbefalls verschiedene Entwicklungsphasen in Nadelwaldgesellschaften entstanden (REICH *et al.* 2004; REICH *et al.* 2010). Störungereignisse können aktiv genutzt werden, um sowohl das Bestockungsziel schnell und effizient anzupassen als auch die Biodiversität und die natürliche Anpassung der Verjüngung an den Klimawandel zu fördern. Letztlich stellen solche Flächen Freiluftlabors dar, in denen die Waldentwicklung unter den zukünftig herrschenden Klimabedingungen beobachtet werden kann. Momentan spricht alles dafür, dass die sich rasch ändernden klimatischen Bedingungen eine simple Anwendung von Erfahrungswissen aus der Vergangenheit verunmöglichen – zu verschieden sind die Voraussetzungen, nicht nur was das Klima betrifft, sondern auch was die Auswirkungen auf die Waldökosysteme anbelangt. Ein sorgfältiges Monitoring der Sukzession nach Störungen kann eine wichtige Grundlage für einen zukunftsorientierten Waldbau sein.

7 Fazit

Natürliche, unberührte Wälder unterscheiden sich von unseren Nutzwäldern durch den höheren Anteil an Habitatebäumen, den höheren Totholzanteil, weniger häufig stattfindende Störungen infolge fehlender Holznutzung und durch lang dauernde und relativ artenarme Optimalphasen. Störungen bewirken die grössten Veränderungen in der Verfügbarkeit und Vielfalt an Habitaten, insbesondere durch das Einleiten

von lichtreichen Pionierphasen und den Übergang von lebender zu toter Baumbiomasse. Durch grossflächige Störungen nimmt die Wahrscheinlichkeit von Folgestörungen (Kaskaden), welche spezielle Waldleistungen ernsthaft in Frage stellen können, zu. Ebenfalls können die in diesem Artikel nicht behandelten Dauerstörungen durch hohen Wilddruck die Walddynamik auf lange Frist nachhaltig verändern. Da natürliche Störungen im Rahmen des Klimawandels zunehmen dürften (SEIDL *et al.* 2017), sollten Störungereignisse als Chance gesehen werden, um einerseits die Biodiversität der Pionierphase und des Totholzsubstrats mittels Nutzungsverzicht zuzulassen und um anderseits – in Einklang mit den Waldfunktionen – die Bestockung rationell durch Anpassung der Verjüngung an den Klimawandel zu fördern.

8 Literatur

- BARTHOLD, F.; CONEDERA, M.; TORRIAN, D.; SPINEDI, F., 2004: Welkesymptome an Edelkastanien im Sommer 2003 auf der Alpensüdseite der Schweiz. Schweiz. Z. Forstwes. 155: 392–399.
- BENGSSON, J.; ANGELSTAM, P.; ELMQVIST, T.; EMANUELSSON, U.; FOLKE, C.; IHSE, M.; MOBERG, F.; NYSTRÖM, M., 2003: Reserves, resilience and dynamic landscapes. Ambio 32: 389–396.
- BEUDERT, B.; BÄSSLER, C.; THORN, S.; NOSS, R.; SCHRÖDER, B.; DIEFFENBACH-FRIES, H.; FOULLOIS, N.; MÜLLER, J., 2015: Bark beetles increase biodiversity while maintaining drinking water quality. Conservation Letters 8: 272–281.
- BOLLMANN, K., 2011: Naturnaher Waldbau und Förderung der biologischen Vielfalt im Wald. Forum Wissen 2011: 27–36.
- BOLLMANN, K.; BRAUNISCH, V., 2013: To integrate or to segregate: balancing commodity production and biodiversity conservation in European forests. In: KRAUS, D.; KRUMM, F. (ed.) Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity. In Focus - Managing Forests in Europe, European Forest Institute, Freiburg i.Br. pp. 18–31.
- BONCINA, A., 2000: Comparison of structure and biodiversity in the Rajhenav virgin forest remnant and managed forest in the Dinaric region of Slovenia. Glob. Ecol. Biogeogr. 9: 201–211.
- BRÄNDLI, U.-B.; ABEGG, M.; ALLGAIER LEUCH, B., 2020: Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der vierten Erhebung 2009–2017. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft WSL, Bundesamt für Umwelt BAFU, Birmensdorf, Bern. 341 p.
- BRÄNDLI, U.-B.; BÜHLER, C.; ZANGGER, A., 2007: Waldindikatoren zur Artenvielfalt – Erkenntnisse aus LFI und BDM Schweiz. Schweiz. Z. Forstwes. 158: 243–254.
- BRASSEL, P.; BRÄNDLI, U.-B., 1999: Schweizerisches Landesforstinventar. Ergebnisse der Zweitaufnahme 1993–1995. Eidgenössische Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft, Bundesamt für Umwelt, Wald und Landschaft, Haupt, Birmendorf, Bern, Stuttgart, Wien.
- BUGMANN, H., 2001: A review of forest gap models. Clim. Change 51: 259–305.
- BÜRGI, M., 1998: Waldentwicklung im 19. und 20. Jahrhundert. Veränderungen in der Nutzung und Bewirtschaftung des Waldes und seiner Eigenschaften als Habitat am Beispiel der öffentlichen Waldungen im Zürcher Unter- und Weinland. Beih. Schweiz. Z. Forstwes. 84: 1–234.
- BÜRGI, M., 2015: Close-to-nature forestry. In: Kirby, K.J.; Watkins, C., (eds) Europe's changing woods and forests: From wild-woods to managed landscapes. CABI Wallingford. 107–115.
- BÜRGI, M.; SCHULER, A., 2003: Driving forces of forest management – an analysis of regeneration practices in the forests of the Swiss Central Plateau during the 19th and 20th century. Forest Ecol. Manag. 176: 173–183.
- BÜTLER, R.; LACHAT, T.; SCHLAEPPER, R., 2006: Saproxyliche Arten in der Schweiz: ökologisches Potenzial und Hotspots. Schweiz. Z. Forstwes. 157: 208–216.
- BÜTLER SAUVAIN, R.; BOLLIGER, M.; SENN-IRLET, B.; WERTELINGER, B., 2011: Naturwälder als Lebensraum. In: BRANG, P.; HEIRI C.; BUGMANN, H. (eds) Waldreservate: 50 Jahre Waldentwicklung in der Schweiz. Haupt Verlag, Bern. 39–55.
- CONEDERA M.; NEFF C.; MORETTI M., 2009: Ökologische Folgen von Waldbränden in der Südschweiz. Geogr. Rundsch. 61: 26–31.
- CONEDERA, M.; STANGA, P.; OESTER, B.; BACHMANN, P., 2004: Natural dynamics of abandoned chestnut stands in southern Switzerland. In: MAZZOLENI, S.; DI PASQUALE, G.; MULLIGAN, M.; DI MARTINO, P.; REGO, F. (eds) Recent dynamics of the Mediterranean vegetation and landscape. John Wiley und Sons, West Sussex. 237–247.

- CONNELL, J.H., 1978: Diversity in tropical rain forests and coral reefs – high diversity of trees and corals is maintained only in a non-equilibrium state. *Science* 199: 1302–1310.
- CRUTZEN, P.J., 2002: Geology of mankind. *Nature* 415: 23–23.
- DELARZE, R.; CALDELARI, D.; HAINARD, P., 1992: Effects of fire on forest dynamics in southern Switzerland. *J. Veg. Sci.* 3: 55–60.
- DOBBERTIN, M.; HUG, C.; WALTHERT, L., 2012: Waldzustand in der Schweiz: Erfassung, Entwicklung und Einflussfaktoren. *Schweiz. Z. Forstwes.* 163: 331–342.
- ELLENBERG, H., 1996: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht, 5 edn. Stuttgart, Stuttgart.
- GOBET, E.; VESCOVI, E.; TINNER, W., 2010: Ein paläoökologischer Beitrag zum besseren Verständnis der natürlichen Vegetation der Schweiz. *Bot. Helv.* 120: 105–115.
- GÖDICKEMEIER, I., 1998: Analyse des Vegetationsmusters eines zentralalpinen Bergwaldgebiets. Zürich, Diss. ETH 12641.
- GRUBB, P.J., 1977: Maintenance of species-richness in plant communities – importance of regeneration niche. *Biol. Rev. Cambridge Philosophic. Soc.* 52: 107–145.
- HILMERS, T.; FRIESS, N.; BÄSSLER, C.; HEURICH, M.; BRANDL, R.; PRETZSCH, H.; SEIDL, R.; MÜLLER, J., 2018: Biodiversity along temperate forest succession. *J. Appl. Ecol.* 55: 2756–2766.
- HOBİ, M.; COMMARMOT, B.; BUGMANN, H., 2015: Pattern and process in the largest primeval beech forest of Europe., Ukrainian Carpathians). *J. Veg. Sci.* 26: 323–336.
- JAKOBY, O.; LISCHKE, H.; WERMELINGER, B., 2019: Climate change alters elevational phenology patterns of the European spruce bark beetle., *Ips typographus*). *Glob. Change Biol.* 25: 4048–4063.
- JENTSCH, A.; SEIDL, R.; WOHLGEMUTH, T., 2019: Definitionen und Quantifizierungen. In: WOHLGEMUTH T.; JENTSCH A.; SEIDL, R. (eds) *Störungsökologie* (UTB 5018). Verlag Haupt, Stuttgart. 21–44.
- Kanton Zürich, 1995: Naturschutz-Gesamtkonzept für den Kanton Zürich: Fassung der Begleitkommission vom 6. Juni 1995. Zürich, Baudirektion, 81 p.
- KRAMER, K.; BRANG, P.; BACHOFEN, H.; BUGMANN, H.; WOHLGEMUTH, T., 2014: Site factors are more important than salvage logging for tree regeneration after wind disturbance in Central European forests. *Forest Ecol. Manag.* 331: 116–128.
- KRAUS, D.; WOHLGEMUTH, T.; CONEDERA, M., 2019: Störungen durch Feuer in Waldöko-
- systemen: Prozesse und Managementstrategien. In: WOHLGEMUTH, T.; JENTSCH, A.; SEIDL, R. (eds) *Störungsökologie*. (UTB 5018). Verlag Haupt, Stuttgart. 129–155.
- KÜCHLER, M.; KÜCHLER, H.; BEDOLLA, A.; WOHLGEMUTH, T., 2015: Response of Swiss forests to management and climate change in the last 60 years. *Ann. For. Sci.* 72: 311–320.
- KULL, P.; RÖSLER, E., 1999: Vegetationserhebungen mit Feldcomputer im Projekt «Waldvegetation der Schweiz». *Schweiz. Z. Forstwes.* 150: 178–183.
- LANDOLT, E.; BÄUMLER, B.; ERHARDT, A.; HEGG, O.; KLOTZLI, F.; LÄMMLER, W.; WOHLGEMUTH, T., 2010: Flora indicativa: Ökologische Zeigerwerte und biologische Kennzeichen zur Flora der Schweiz und der Alpen. Bern, Haupt. 376 p.
- LEVERKUS, A.B.; LINDENMAYER, D.B.; THORN, S.; GUSTAFSSON, L., 2018: Salvage logging in the world's forests: Interactions between natural disturbance and logging need recognition. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 27: 1140–1154.
- MARINGER, J.; ASCOLI, D.; GEHRING, E.; WOHLGEMUTH, T.; SCHWARZ, M.; CONEDERA, M., 2020: Feuerökologie montaner Buchenwälder. Waldleistungen und waldbauliche Massnahmen nach Waldbrand. *Merkbl. Prax.* 65: 1–12.
- MARINGER, J.; CONEDERA, M.; ASCOLI, D.; SCHMATZ, D.; WOHLGEMUTH, T., 2016: Resilience of European beech forests., *Fagus sylvatica* L.: after fire in a global change context. *Int. J. Wildland Fire* 25: 699–710.
- MARINGER, J.; WOHLGEMUTH, T.; NEFF, C.; PEZZATTI, G.B.; CONEDERA, M., 2012: Post-fire spread of alien plant species in a mixed broad-leaved forest of the Insbric region. *Flora* 207: 19–29.
- MORETTI, M.; DE CÁCERES, M.; PRADELLA, C.; OBRIST, M.K.; WERMELINGER, B.; LEGENDRE, P.; DUELLI, P., 2010: Fire-induced taxonomic and functional changes in saproxylic beetle communities in fire sensitive regions. *Ecography* 33: 760–771.
- MORETTI, M.; WERMELINGER, B.; GOSSNER, M.M.; OBRIST, M.K., 2018: Wiederbesiedlung der Waldbrandfläche von Leuk durch Gliederfüßer. *Schweiz. Z. Forstwes.* 169: 290–298.
- MOSER, B.; TEMPERLI, C.; SCHNEITER, G.; WOHLGEMUTH, T., 2010: Potential shift in tree species composition after interaction of fire and drought in the central Alps. *Eur. J. For. Res.* 129: 625–633.
- MÜLLER, J.; BUSSLER, H.; GOSSNER, M.; RETTELBACH, T.; DUELLI, P., 2008: The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodivers. Conserv.* 17: 2979–3001.
- PEZZATTI, G.B.; DE ANGELIS, A.; CONEDERA, M., 2016: Potenzielle Entwicklung der Waldbrandgefahr im Klimawandel. In: PLUES, S. AR.; AUGUSTIN, S.; BRANG, P., (eds) *Wald und Klimawandel. Grundlagen für Adaptationsstrategien*. Bern, Haupt. 223–244.
- PFISTER, C., 2009: Die «Katastrophenlücke» des 20. Jahrhunderts und der Verlust traditionalen Risikobewusstseins. *Gaia* 18: 239–246.
- PFISTER, C.; BÜTIKOFER, N.; SCHULER, A.; VOLZ, R., 1988: Witterungsexreme und Waldschäden in der Schweiz. Eine historisch-kritische Untersuchung von Schadennmeldungen aus schweizerischen Wäldern in ihrer Beziehung zur Klimabelastung, insbesondere durch sommerliche Dürreperioden. Bern, Bundesamt für Forstwesen und Landschaftsschutz. 70 p.
- PORTIER, J.; WUNDER, J.; STADELMANN, G.; ZELL, J.; ABEGG, M.; THÜRIG, E.; ROHNER, B., 2020: 'Latent reserves': a hidden treasure in National Forest Inventories. *J. Ecol.*: doi.org/10.1111/1365-2745.13487
- PRIEWASSER, K.; BRANG, P.; BACHOFEN, H.; BUGMANN, H.; WOHLGEMUTH, T., 2013: Impacts of salvage-logging on the status of deadwood after windthrow in Swiss forests. *Eur. J. For. Res.* 132: 231–240.
- REICH, T.; LÄSSIG, R.; ANGST, C., 2004: Vielfalt und Urtümlichkeit erhalten: Das Waldreservat Rorwald. *Wald Holz* 85: 32–36.
- REICH, T.; LÄSSIG, R.; WOHLGEMUTH, T., 2010: Waldentwicklung nach Windwurf im Waldreservat Rorwald, Kanton Obwalden: Projektbericht 2001 bis 2009. Birnensdorf, Eidg. Forschungsanstalt WSL. 42 p.
- REY, L.; KÉRY, M.; SIERRO, A.; POSSE, B.; ARLETTAZ, R.; JACOT, A., 2019: Effects of forest wildfire on inner-Alpine bird community dynamics. *PLoS ONE* 14:
- RIGLING, A.; BIGLER, C.; EILMANN, B.; FELDMAYER-CHRISTE, E.; GIMMI, U.; GINZLER, C.; GRAF, U.; MAYER, P.; VACCHIANO, G.; WEBER, P.; WOHLGEMUTH, T.; ZWEIFEL, R.; DOBBERTIN, M., 2013: Driving factors of a vegetation shift from Scots pine to pubescent oak in dry Alpine forests. *Glob. Change Biol.* 19: 229–240.
- RIGLING, A.; MOSER, B.; FEICHTINGER, L.; GÄRTNER, H.; GIUGGIOLA, A.; HUG, C.; WOHLGEMUTH, T., 2018: 20 Jahre Waldföhrensterben im Wallis: Rückblick und aktuelle Resultate. *Schweiz. Z. Forstwes.* 169: 242–250.

- ROMME, W.H.; BOYCE, M.S.; GRESSWELL, R.; MERRILL, E.H.; MINSHALL, G.W.; WHITLOCK, C.; TURNER, M.G., 2011: Twenty years after the 1988 Yellowstone fires: Lessons about disturbance and ecosystems. *Ecosystems* 14: 1196–1215.
- SABATINI, F.M.; BURRASCANO, S.; KEETON, W.S.; LEVERS, C.; LINDNER, M.; PÖTZSCHNER, F.; VERKERK, P.J.; BAUHUS, J.; BUCHWALD, E.; CHASKOVSKY, O.; DEBAIVE, N.; HORVÁTH, F.; GARBARINO, M.; GRIGORIADIS, N.; LOMBARD, F.; DUARTE, I.M.; MEYER, P.; MIDTENG, R.; MIKAC, S.; MIKOLÁŠ, M.; MOTTA, R.; MOZGERIS, G.; NUNES, L.; PANAYOTOV, M.; ÓDOR, P.; RUETE, A.; SIMOVSKI, B.; STILLHARD, J.; SVOBODA, M.; SZWAGRZYK, J.; TIKKANEN, O.-P.; VOLOSYANCHUK, R.; VRSKA, T.; ZLATANOV, T.; KUEMMERLE, T., 2018: Where are Europe's last primary forests? *Divers. Distrib.* 24: 1426–1439.
- SCHALL, P.; GOSSNER, M.M.; HEINRICHS, S.; FISCHER, M.; BOCH, S.; PRATI, D.; JUNG, K.; BAUMGARTNER, V.; BLASER, S.; BÖHM, S.; BUSCONT, F.; DANIEL, R.; GOLDMANN, K.; KAISER, K.; KAHL, T.; LANGE, M.; MÜLLER, J.; OVERMANN, J.; RENNER, S.C.; SCHULZE, E.-D.; SIKORSKI, J.; TSCHAPKA, M.; TÜRKE, M.; WEISSER, W.W.; WEMHEUER, B.; WUBET, T.; AMMER, C., 2018: The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *J. Appl. Ecol.* 55: 267–278.
- SCHERZINGER, W., 1996: Naturschutz im Wald. Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. Ulmer, Stuttgart.
- SCHERZINGER W., 1997: Tun oder Unterlassen? Aspekte des Prozessschutzes und Bedeutung des «Nichts-Tuns» im Naturschutz. Bayerische Akademie für Naturschutz und Landschaftspflege, (Hrsg.), Laufener Seminararbeitr. 1, 97: 31–44.
- SCHIEGG, K., 1999: Leben im Totholz. *Inf.bl. Forsch.ber. Landsch.* 43: 4–6.
- SCHIESS, H.; SCHIESS-BÜHLER, C., 1997: Dominanzminderung als ökologisches Prinzip: eine Neubewertung der ursprünglichen Waldnutzungen für den Arten- und Biotopschutz am Beispiel der Tagfalterfauna eines Auenwaldes in der Nordschweiz. Mitteilungen der Eidg. Forschungsanstalt für Wald, Schnee und Landschaft 72: 1–127.
- SCHÖNENBERGER, W.; FISCHER, A.; INNES, J.L., 2002: Vivian's legacy in Switzerland – impact of windthrow on forest dynamics. *Forest Snow Landsc. Res.* 77: 1–224.
- SCHÜEPP, M.; SCHIESSE, H.H.; HUNTRIESER, H.; SCHERRER, H.U.; SCHMIDTKE, H., 1994: The winterstorm “Vivian” of 27 February 1990: About the meteorological development, wind forces and damage situation in the forests of Switzerland. *Theoretical and Applied Climatology* 49: 183–200.
- SCHULDT, B.; BURAS, A.; AREND, M.; VITASSE, Y.; BEIERKUHNLEIN, C.; DAMM, A.; GHARUN, M.; GRAMS, T.; HAUCK, M.; HAJEK, P.; HARTMANN, H.; HILBRUNNER, E.; HOCH, G.; HOLLOWAY-PHILLIPS, M.; KÖRNER, C.; LARYSCH, E.; LUEBBE, T.; NELSON, D.; RAMMIG, A.; RIGLING, A.; ROSE, L.; RUEHR, N.K.; SCHUmann, K.; WEISER, F.; WERNER, C.; WOHLGEMUTH, T.; ZANG, C.S.; KAHMEN, A., 2020: A first assessment of the impact of the extreme 2018 summer drought on Central European forests. *Basic Appl. Ecol.* 45: 1–18.
- SEIDL, R.; THOM, D.; KAUTZ, M.; MARTIN-BENITO, D.; PELTONIEMI, M.; VACCHIANO, G.; WILD, J.; ASCOLI, D.; PETR, M.; HONKANIEMI, J.; LEXER, M.J.; TROTSIUK, V.; MARIOTA, P.; SVOBODA, M.; FABRIKA, M.; NAGEL, T.A.; REYER, C.P.O., 2017: Forest disturbances under climate change. *Nat. Clim. Chang.* 7: 395–402.
- SPIES, T.A.; TURNER, M.G., 1999: Dynamic forest mosaics. In: HUNTER M.L. (ed.) *Maintaining biodiversity in forest ecosystems*. Cambridge, Cambridge University Press. 95–160.
- STAEDLMANN, G.; BUGMANN, H.; MEIER, F.; WERMELINGER, B.; BIGLER, C., 2013: Effects of salvage logging and sanitation felling on bark beetle (*Ips typographus* L.) infestations. *Forest Ecol. Manag.* 305: 273–281.
- STROHEKER, S.; FORSTER, B.; QUELOZ, V., 2020: Zweithöchster je registrierter Buchdruckerbefall (*Ips typographus*) in der Schweiz. *Waldschutz Schweiz* 1: 2.
- THIMONIER, A.; KULL, P.; KELLER, W.; MOSER, B.; WOHLGEMUTH, T., 2011: Ground vegetation monitoring in Swiss forests: comparison of survey methods and implications for trend assessments. *Environ. Monit. Assess.* 174: 47–63.
- THOM, D.; SEIDL, R., 2016: Natural disturbance impacts on ecosystem services and biodiversity in temperate and boreal forests. *Biol. Rev.* 91: 760–781.
- THORN, S.; BÄSSLER, C.; BRANDL, R.; BURTON, P.J.; CAHALL, R.; CAMPBELL, J.L.; CASTRO, J.; CHOI, C.-Y.; COBB, T.; DONATO, D.C.; DURSKA, E.; FONTAINE, J.B.; GAUTHIER, S.; HEBERT, C.; HOTHORN, T.; HUTTO, R.L.; LEE, E.-J.; LEVERKUS, A.B.; LINDENMAYER, D.B.; OBRIST, M.K.; ROST, J.; SEIBOLD, S.; SEIDL, R.; THOM, D.; WALDRON, K.; WERMELINGER, B.; WINTER, M.-B.; ZMIHORSKI, M.; MÜLLER, J., 2018: Impacts of salvage logging on biodiversity – a meta-analysis. *J. Appl. Ecol.* 55: 279–289.
- THORN, S.; CHAO, A.; GEORGIEV, K.B.; MÜLLER, J.; BÄSSLER, C.; CAMPBELL, J.L.; CASTRO, J.; CHEN, Y.-H.; CHOI, C.-Y.; COBB, T.P.; DONATO, D.C.; DURSKA, E.; MACDONALD, E.; FELDHAAR, H.; FONTAINE, J.B.; FORNWALT, P.J.; HERNÁNDEZ, R.M.H.; HUTTO, R.L.; KOIVULA, M.; LEE, E.-J.; LINDENMAYER, D.; MIKUSINSKI, G.; OBRIST, M.K.; PERLÍK, M.; ROST, J.; WALDRON, K.; WERMELINGER, B.; WEISS, I.; ZMIHORSKI, M.; LEVERKUS, A.B., 2020: Estimating retention benchmarks for salvage log-ging to protect biodiversity. *Nat. Commun.* 11: 4762.
- VITASSE, Y.; BOTTERO, A.; CAILLERET, M.; BIGLER, C.; FONTI, P.; GESSLER, A.; LÉVESQUE, M.; ROHNER, B.; WEBER, P.; RIGLING, A.; WOHLGEMUTH, T., 2019: Contrasting resistance and resilience to extreme drought and late spring frost in five major European tree species. *Glob. Change Biol.* 25: 3781–3792.
- VON ARX, G.; PANNATIER, E.G.; THIMONIER, A.; REBETEZ, M., 2013: Microclimate in forests with varying leaf area index and soil moisture: potential implications for seedling establishment in a changing climate. *J. Ecol.* 101: 1201–1213.
- WALENTOWSKI, H.; BUSSLER, H.; BERGMEIER, E.; BLASCHKE, M.; FINKELDEY, R.; GOSSNER, M.; LITT, T.; MÜLLER-KROEHLING, S.; PHILIPPI, G.; POP, V.V.; REIF, A.; SCHULZE, E.; STRÄTZ, C.; WIRTH, V., 2010: Sind die deutschen Waldnaturschutzgebiete adäquat für die Erhaltung der buchenwaldtypischen Flora und Fauna? Eine kritische Bewertung basierend auf der Herkunft der Waldarten des mitteleuropäischen Tief- und Hügellandes Forstarachiv 71: 95–117.
- WALTHER, G.R.; GRUNDMANN, A., 2001: Trends of vegetation change in colline and submontane climax forests in Switzerland. *Bull. Geobot. Inst. ETH* 67: 3–12.
- WERMELINGER, B., 2017: Insekten im Wald: Vielfalt, Funktionen und Bedeutung. Bern, Haupt Verlag. 367 p.
- WERMELINGER, B.; MORETTI, M.; DUELLI, P.; LACHAT, T.; PEZZATTI, G.B.; OBRIST, M.K., 2017: Impact of windthrow and salvage-logging on taxonomic and functional diversity of forest arthropods. *Forest Ecol. Manag.* 391: 9–18.
- WHITE, P.S., 1979: Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *Bot. Rev.* 45: 229–299.
- WHITE, P.S.; PICKETT, S.T.A., 1985: Natural disturbance and patch dynamics, an introduction. In: PICKETT, S.T.A., WHITE, P.S. (eds) *The ecology of natural disturbance*

- and patch dynamics. New York, Academic Press. 3–13.
- WOHLGEMUTH, T., 2008: Evolution de la régénération et de la végétation dans les peuplements touchés par les tempêtes en Suisse. *Forêt Entreprise* 183: 37–40.
- WOHLGEMUTH, T.; BRIGGER, A.; GEROLD, P.; LARANJEIRO, L.; MORETTI, M.; MOSER, B.; REBETZ, M.; SCHMATZ, D.; SCHNEITER, G.; SCIACCA, S.; SIERRO, A.; WEIBEL, P.; ZUMBRUNNEN, T.; CONEDERA, M., 2010: Leben mit Waldbrand. *Merkbl. Prax.* 46: 1–16.
- WOHLGEMUTH, T.; BÜRGI, M.; SCHEIDEGGER, C.; SCHÜTZ, M., 2002b: Dominance reduction of species through disturbance - a proposed management principle for central European forests. *Forest Ecol. Manag.* 166: 1–15.
- WOHLGEMUTH, T.; CONEDERA, M.; ENGESSER, R.; WERTELINGER, B.; REINHARD, M.; FORSTER, B.; MEIER, F., 2015: Waldschäden. In: RIGLING, A.; SCHAFFER, H.P. (eds) *Waldbericht 2015: Zustand und Nutzung* des Schweizer Waldes. Bern, Bundesamt für Umwelt. Birmensdorf, Eidg. Forschungsanstalt WSL. 52–57.
- WOHLGEMUTH, T.; CONEDERA, M.; KUPFERSCHMID ALBISETTI, A.; MOSER, B.; USBECK, T.; BRANG, P.; DOBBERTIN, M., 2008: Effekte des Klimawandels auf Windwurf, Waldbrand und Walddynamik im Schweizer Wald. *Schweiz. Z. Forstwes.* 159: 336–343.
- WOHLGEMUTH, T.; JENTSCH, A.; SEIDL, R., 2019: Störungsökologie: Ein Leitfaden. In: WOHLGEMUTH, T.; JENTSCH, A.; SEIDL, R. (eds) *Störungsökologie* (UTB 5018). Stuttgart, Verlag Haupt. 13–19.
- WOHLGEMUTH, T.; KISTLER, M.; AYMON, C.; HAGEDORN, F.; GESSLER, A.; GOSSNER, M.M.; QUELOZ, V.; VÖGTLI, I.; WASEM, U.; VITASSE, Y.; RIGLING, A., 2020: Früher Laubfall der Buche während der Sommer trockenheit 2018: Resistenz oder Schwächesymptom? *Schweiz. Z. Forstwes.* 171: 257–269.
- WOHLGEMUTH, T.; KRAMER, K., 2015: Waldverjüngung und Totholz in Sturmflächen 10 und 20 Jahre nach Lothar (1999) und Vivian (1990). *Schweiz. Z. Forstwes.* 166: 135–146.
- WOHLGEMUTH, T.; KULL, P.; WÜTRICH, H., 2002a: Disturbance of microsites and early tree regeneration after windthrow in Swiss mountain forests due to the winter storm Vivian 1990. *Forest Snow Landsc. Res.* 77: 17–47.
- WOHLGEMUTH, T.; MOSER, B.; BRÄNDLI, U.-B.; KULL, P.; SCHÜTZ, M., 2008b: Diversity of forest plant species at the community and landscape scales in Switzerland. *Plant Biosyst.* 142: 604–613.
- WOHLGEMUTH, T.; SCHWITTER, R.; BEBI, P.; SUTTER, F.; BRANG, P., 2017: Post-windthrow management in protection forests of the Swiss Alps. *Eur. J. For. Res.* 136: 1029–1040.

Abstract

Effects of natural disturbances on forest biodiversity

Our forests are characterized by a variety of disturbance regimes acting at different temporal scales. The majority of disturbance events are caused by management activities with different objectives. Unmanaged forests are less frequently disturbed and, at a larger spatial scale, natural disturbances result in a patch-work of different life stages with varying areal extent. We point to important disturbance effects that affect biodiversity, in particular to the impact of increased light transmission in canopy gaps and the accumulation of deadwood. Disturbance events should be viewed as opportunity to maintain biodiversity by waiving any further interventions or logging on the one hand, and to set the course for future tree composition by promoting natural regeneration of adapted species on the other hand.

Keywords: deadwood, drought, forest biodiversity, forest fire, insect infestation, light transmission, natural disturbances, windthrow